ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 22, 4, 1988

УДК 576.895.122.594(268.45)

ЦЕРКАРИЙ И МЕТАЦЕРКАРИЙ LEVINSENIELLA BRACHYSOMA (TREMATODA, MICROPHALLIDAE) ИЗ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ БЕЛОГО МОРЯ

К. В. Галактионов

Описана морфология церкарий и метацеркарий вида *Levinseniella brachysoma* и дан их дифференциальный диагноз с близкородственными формами.

При исследовании фауны трематод литорального моллюска *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777) Белого моря были обнаружены микрофаллидные церкарии с укороченным хвостовым придатком. В условиях эксперимента они внедрялись в литоральных гаммарид, в полости тела которых развивались метацеркарии. Последних удалось идентифицировать как личинок вида *Levinseniella brachysoma*. Ниже приводится описание церкарий и метацеркарий этого сосальщика и дается их дифференциальный диагноз с близкородственными формами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюски *H. ulvae*, зараженные микрофаллидами, были собраны летом 1982 и 1984 г. в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря. Изучение морфологии церкарий велось in vivo на особях, покинувших организм первого промежуточного хозяина. Для получения метацеркарий проводилось экспериментальное заражение амфипод *Gammarus duebeni* Lilljeborg и *G. oceanicus* Segerstrale, взятых из популяций, свободных от инвазии микрофаллидами. Гаммарусов помещали в стеклянную емкость объемом около 30 см куб., где находился моллюск, выделяющий церкарий, и оставляли там на 3—4 ч. Затем рачков на 30—40 сут отсаживали в небольшие аквариумы. По истечении указанного срока гаммарусы были вскрыты. Извлеченные из них метацеркарии после освобождения от оболочек цисты исследовались in vivo на влажных препаратах и на материале, фиксированном 70-градусным этиловым спиртом и окрашенном борным кармином. Для выяснения деталей строения половой системы выполняли проекционную реконструкцию по сериям срезов (5 мкм), окрашенных гематоксилином Гейденгайна после обычной гистологической обработки (фиксация жидкостью Буэна, проводка через хлороформ). Измерение церкарий проводили на материале, анастезированном нагреванием в капле воды, а метацеркарий (возраст 40 сут) — на тотальных препаратах, окрашенных борным кармином. Для большинства показателей рассчитывали среднюю арифметическую и ее ошибку ($P \pm m$). В тексте при обозначении размеров через знак умножения первой всегда указывается длина, а второй — ширина. Все размеры даны в микрометрах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Церкария (рис. 1). По сравнению с личинками других микрофаллид церкарии крупные (длина тела 231±6.2, 195—265, ширина 65±3.2, 50—85). Передний конец тела утолщен. Хвост укороченный, каплевидный: 12±0.7×10±0.7, 10—15×7—12. Шипики хорошо выражены примерно до уровня глотки, затем они уменьшаются в размерах и становятся почти неразличимыми на заднем конце личинки. Ротовая присоска (диаметр 51±1.6, 45—62) снабжена коническим стилетом (длина 26±0.4, 24—27, ширина у основания 6±0.2, 4—7), несколько изогнутым в дорсовентральной плоскости (рис. 1, *в, г*). Примерно посередине в наружном светопреломляющем чехле обнаруживается небольшое утолщение, которое при наблюдении сверху выглядит как поперечная перетяжка. Задний край чехла косо срезан и несет маленькую бульбу.

Органы пищеварительной системы с трудом обнаруживаются при исследовании личинок in vivo. Передняя кишка состоит из префаринкса, глотки и пищевода, задний конец которого раздвоен. От развилки пищевода берут начало две короткие ветви кишечника.

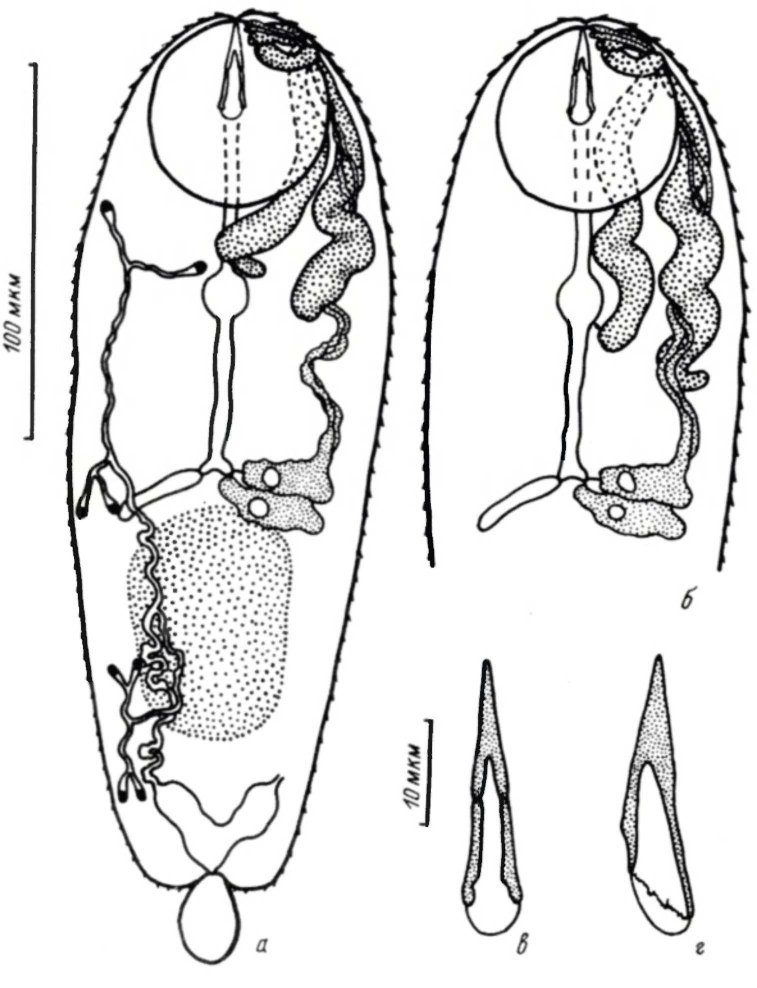

Рис. 1. Церкария *Levinseniella brachysoma.*

а — общая схема строения; *б* — вариант размещения передней пары желез проникновения; *в* — стилет, вид сверху; *г* — стилет, вид сбоку.

Железистый аппарат представлен 4 парами желез. Секрет, вырабатываемый клетками двух передних пар, крупнозернистый. У зрелых личинок он сосредоточен в передней половине протоков, которые сильно расширены и образуют несколько изгибов (рис. 1, *а, б*). Задние участки протоков и тела клеток с ядрами не наблюдаются: они дегенерируют на завершающих этапах морфогенеза церкарий. Клеточные тела 2 задних пар желез локализуются в районе ветвей кишечника. От них берут начало узкие протоки, которые, изгибаясь, идут вперед и открываются по бокам от острия стилета. Железы продуцируют мелкозернистый секрет.

Экскреторная формула 2[(2+2)+(2+2)]=16. Между мочевым пузырем и ветвями кишечника располагаются вплотную друг к другу обширные скопления мелких клеток, которые представляют собой зачатки брюшной присоски и половой системы.

Церкарии, покинув моллюска, прикрепляются хвостом к субстрату и совершают вращательные движения с одновременным изгибанием тела. При контакте со вторым промежуточным хозяином на его поверхности личинки мгновенно образуют вокруг себя однослойную цисту за счет секрета передних пар желез. Под защитой оболочки этой временной цисты, плотно удерживающей их на покровах гаммаруса, церкарии при помощи стилета и, по-видимому, секрета задних пар желез внедряются в полость тела. Здесь они мигрируют к урозомальным членикам, где вторично инцистируются на 7—9-й дни после заражения. Морфогенез метацеркарий занимает около 30 дней.

Метацеркария (рис. 2). Зрелые метацеркарии в полости тела гаммарусов заключены в овальные цисты (402—456×368—435). В расправленном состоянии тело личинок имеет языковидную форму, его длина 902±34.9, 791—1039, ширина 331±19.2, 268—395. Кутикулярные шипики на вентральной стороне отчетливо выражены от переднего края ротовой присоски примерно до уровня глотки, а затем сильно уменьшаются в размерах. На дорсальной поверхности шипы значительно мельче и позади бифуркации кишечника не встречаются. Ротовая присоска (85±2.2×90±3.6, 74—92×78—100) больше брюшной (74±2.1×69±2.2, 63—81×63—74). Префаринкс хорошо развит; его длина (126±7.5, 74—174) обычно меньше длины пищевода (159±19.6, 74—222), но может быть и равна ей. Глотка небольшая, овальная (58±3.3×45±1.5, 44—70×41—52). Задний конец пищевода раздвоен и от него берут начало ветви кишечника, оканчивающиеся примерно на уровне середины брюшной присоски. Экскреторная формула 2[(2+2)+(2+2)]=16. Мочевой пузырь сильно увеличен и занимает фактически все пространство между желточными фолликулами. На вентральной и дорсальной сторонах локомоторного отдела тела открываются многочисленные одноклеточные железы.

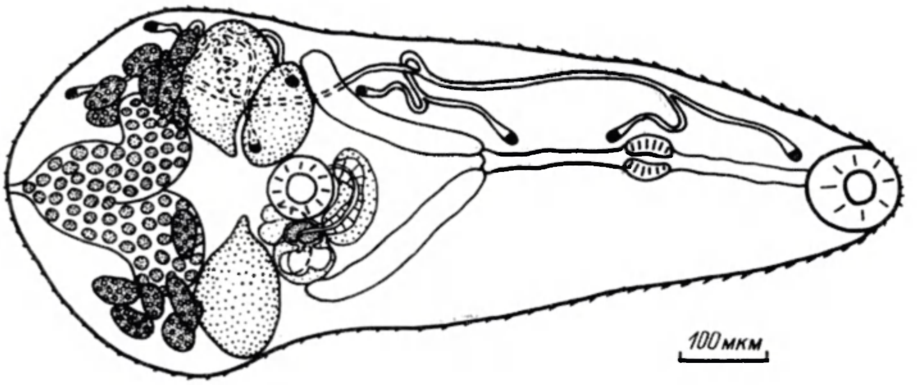

Рис. 2. Метацеркария *Levinseniella brachysoma*.

Половая система полностью сформирована. Семенники равны по величине и имеют неправильно-овальную форму (126±4.8×111±4.4, 96—144×81—137). Их большая ось практически перпендикулярна оси тела. Семявыносящие канальца, отходящие от семенников, сливаются на уровне брюшной присоски в семяпровод, открывающийся в семенной пузырек (рис. 3). Семенной пузырек и простатическая часть семяизвергательного канала в виде дуги огибают спереди брюшную присоску. Их окружают многочисленные простатические железы, представленные крупными полигональными клетками. Семенной пузырек и простатическая часть связаны коротким узким протоком. Семяизвергательный канал пронизывает мужскую папиллу (30±1.4×19+1.7, 25—34×16—23), локализующуюся в генитальной полости.

Яичник несколько уступает по размеру семенникам (122±7.2×78+6.5, 92—148×59—96). Он расположен справа от брюшной присоски и обычно не выходит за уровень ее переднего края. Яйцевод изгибается у края брюшной присоски и идет назад, образуя перед впадением в оотип расширение (рис. 3). Оотип состоит из двух отделов, связанных узким протоком. От проксимального участка берет начало лауреров канал, открывающийся на дорсальной поверхности тела личинки. Дистальный отдел принимает в себя протоки желез Мелиса и желточного резервуара и переходит в матку, которая вначале идет вперед, а у заднего края брюшной присоски резко поворачивает назад. Проксимальный отдел матки расширен. Метратерм имеется. Желточники состоят из 5—8 крупных фолликул, которые лежат латерально позади семенников.

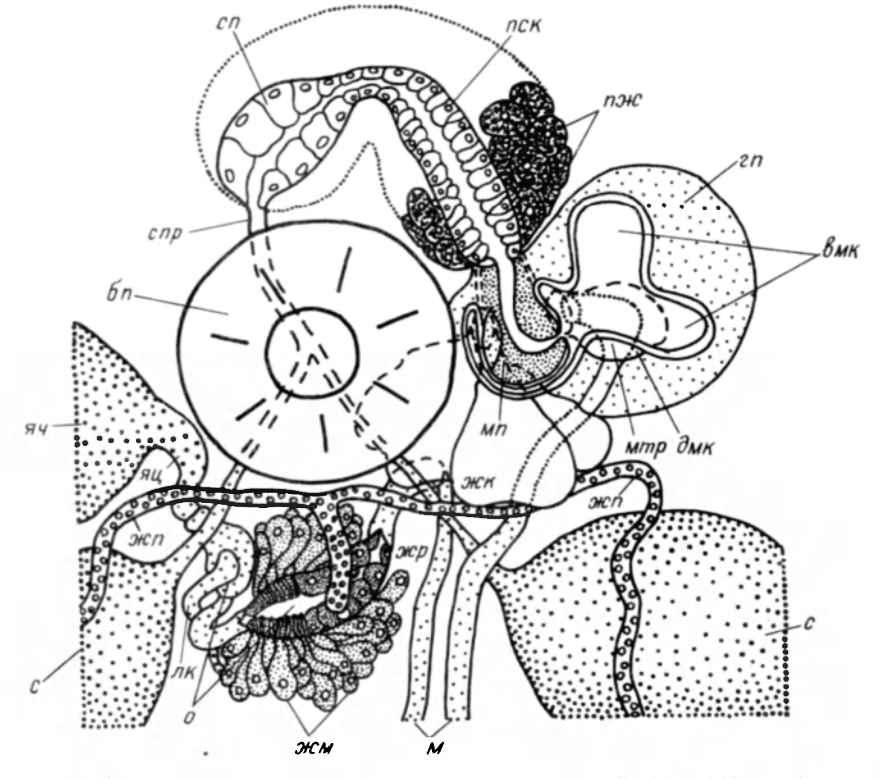

Рис. 3. Схема строения половой системы метацеркарии *Levinseniella brachysoma*.

бп — брюшная присоска; *вмк* — вентральные мужские карманы; *гп* — генитальная полость; *дмк* — дорзальный мужской карман; *жк* — женский карман; *жм* — железы Мелиса; *жп* — желточный проток; *жр* — желточный резервуар; *лк* — лауреров канал; *м* — матка; *мп* — мужская папилла; *мтр* — метратерм; *о* — оотип; *пж* — простатические железы; *пск* — простатическая часть семяизвергательного канала; *с* — семенник; *сп* — семенной пузырек; *спр* — семяпровод; *яц* — яйцевод; *яч* — яичник.

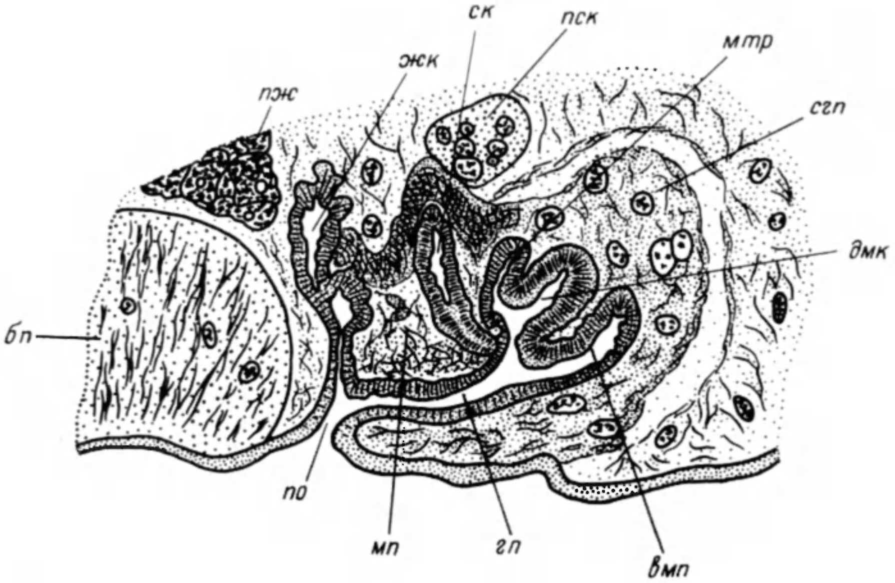

Рис. 4. Метацеркария *Levinseniella brachysoma*: поперечный срез в области генитальной полости. *ск* — семяизвергательный канал; *сгп* — стенка генитальной полости; *по* — половое отверстие. Остальные обозначения такие же, как на рис. 3.

Генитальная полость расположена слева от брюшной присоски и впереди левого семенника. По размеру (67—100×52—74) она больше брюшной присоски и открывается на уровне ее середины продольным половым отверстием (рис. 3, 4). В центральный синус генитальной полости, практически весь объем которого занимает мужская папилла, впадают женский и мужские карманы и метратерм. Мужские карманы представлены двумя вентральными, равными по величине (30—35×16—21), и одним дорсальным, уступающим им по размеру (18—20×14). Передние части вентральных карманов слиты друг с другом. Стенки мужских карманов утолщены, но не склеротизированы. Женский карман открывается в центральный синус у основания мужской папиллы, напротив места впадения мужских карманов. Он весьма обширен (63—81×35—48) и состоит из 2—3 лопастей с толстыми складчатыми стенками. Кутикулярное вооружение отсутствует. Метратерм впадает в центральный синус также у основания мужской папиллы, сразу за отверстием дорсального мужского кармана.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ДИАГНОЗ

Церкария. В литературе имеются описания 4 микрофаллидных личинок из моллюсков *Hydrobia*, имеющих укороченный хвостовой придаток. Всех их Деблок (Deblock, 1980) сводит в синоним к описанной им форме *Cercaria xiphidio-microcerque* 18. Такое объединение кажется нам преждевременным. Морфология личинок *Microcercaria* sp. Ankel, 1962 из моллюсков *H. ulvae* (Балтийское море) и *Cercaria microphallidarum* 4 Reimer, 1963 из моллюсков — *H. ulvae* и *H. stagnalis* (Балтийское море) изучена пока еще недостаточно подробно. Это затрудняет их сравнение как с собственно *C. xiphidio-microcerque* 18, так и с исследованными нами церкариями *Levinseniella brachysoma*. Отметим лишь, что размерные характеристики *Microcercaria* sp. (Ankel, 1962) совпадают с полученными нами для *Cercaria Levinseniella brachysoma*, а *C. microphallidarum* 4 несколько мельче [тело 150—200×30—50, ротовая присоска 42×34, длина стилета 19—20 (Reimer, 1963)]. Полное соответствие *Cercaria camarguensis* Rebecq, 1964 и *C. xiphidio-microcerque* 18 не вызывает сомнения и мы вслед за Деблоком (Deblock, 1980) рассматриваем их как единый вид *C. xiphidio-microcerque* 18. Эта форма отмечена в моллюсках *H. ulvae* и *H. stagnalis* атлантического и средиземноморского побережий Франции (Rebecq, 1964; Deblock, 1980). По размерам [тело 170—210×30—50, ротовая присоска 35—40, длина стилета 26—28 (Deblock, 1980)] она лишь незначительно уступает *C. Levinseniella brachysoma*, но основные различия между личинками касаются строения железистого аппарата и стилета. В отличие от *C. Levinseniella brachysoma* у зрелой *C. xiphidio-microcerque* 18 сохраняются задние участки протоков и клеточные тела с ядром двух передних пар желез; стилет обладает более крупной рукояткой, косой срез его заднего края имеет противоположную направленность, а утолщение светопреломляющего чехла посередине стилета отсутствует. Нам представляется, что *C. xiphidio-microcerque* 18 является личинкой представителя рода *Levinseniella*, близкого, но отличного от *L. brachysoma*. Заметим, что, кроме *Microcercaria* sp. (Ankel, 1962), ни для одной из вышеперечисленных церкарий авторы (Reimer, 1963; Rebecq, 1964; Deblock, 1980) не описывают пищеварительной системы. По-видимому, это связано, как уже отмечалось выше, с крайней трудностью ее обнаружения на живом материале.

Метацеркария. Особенности строения генитальной полости метацеркарий, полученных нами в эксперименте, не оставляют сомнения в их принадлежности к роду *Levinseniella*. Наличие женского кармана позволяет отнести их к подроду *Levinseniella*, обоснованному Деблоком и Пирсоном (Deblock, Pearson, 1970). В пределах этого подрода три мужских кармана обнаружены у марит *L. fissicotyle* Belopolskaia, 1958, *L. ryjikovi* Belopolskaia, 1963 и *L. brachysoma* (Creplin, 1837) (Deblock, 1971). К последней форме Деблок и Пирсон (Deblock, Pearson, 1970) сводят в синоним *L. tridigitata* Deblock et coll., 1958. *L. ryjikovi* и *L. fissicotyle* отличаются от описанной нами метацеркарии по ряду морфологических признаков, среди которых наиболее значимыми у первого вида является наличие шипиков в семяизвергательном канале, а у второго — более мелкие размеры и своеобразное строение ротовой присоски, которая массивна и снабжена продольной щелью (Белопольская, 1963). Форма тела и взаиморасположение внутренних органов у марит *L. brachysoma*, приводимых на рисунках в работах Белопольской (1952а, рис. 179 — *L. brachysoma* по: Jägerskiöld, 1907) и Деблока с соавторами (Deblock e. a., 1958), соответствуют наблюдаемому у исследованных нами метацеркарий. Сходны и размеры сравниваемых форм, однако следует отметить, что в первом случае речь идет о половозрелой особи, а во втором о личинке, которая у представителей сем. Microphallidae в ходе маритогонии хоть незначительно, но все же увеличивает свои линейные характеристики. По классическому описанию (Jägerskiöld, 1907, цит. по: М. М. Белопольская, 1952а) префаринкс *L. brachysoma* равен по длине пищеводу, но Деблок с соавторами (Deblock e. a., 1958) указывают такое же соотношение длин этих органов, которое обнаружено нами у личинок из экспериментально зараженных гаммарусов. Генитальная полость *L. brachysoma*, судя по описанию Деблока (Deblock, 1971), имеет то же строение, что и у изученных нами метацеркарий. Из трех мужских карманов два вентральных спарены спереди и равны друг другу по величине; дорсальный карман более короткий и широкий. В мужских карманах *L. brachysoma* выявлена арматура (ее природу авторы не объясняют), состоящая из многочисленных веточек, расположенных венцом и связанных апикальной розеткой (Deblock e. a., 1958). На нашем материале подобная структура не обнаружена. Возможно, она появляется только у марит либо выражена не у всех индивидумов. В целом, несмотря на некоторые различия, нам представляется правомочным отнести выращенных в гаммарусах личинок к виду *L. brachysoma*.

Мариты *L. brachysoma* зарегистрированы у многих видов куликов, встречены они и у некоторых чаек и уток (Белопольская, 1952а, 1963; Deblock, 1971). Наибольшее число находок приурочено к западным районам Европы, но этот вид отмечен также у куликов Приморья (Белопольская, 1959) и причерноморских областей (Белопольская, 1983). Метацеркарии *L. brachysoma* паразитируют в изоподах и амфиподах (Deblock, 1971). Наиболее подробно в литературе описано строение личинок из *Gammarus locusta* (Sars) Балтийского моря (Reimer, 1963). Размеры и особенности морфологии этих форм практически совпадают с аналогичными характеристиками у изученных нами метацеркарий. К сожалению, автор (Reimer, 1963) не приводит подробного описания генитальной полости, что затрудняет проведение более тщательного дифференциального диагноза.

В районе Белого моря мариты *L. brachysoma* пока не обнаружены. Метацеркарии найдены в литоральных гаммаридах Кандалакшского залива, притом экстенсивность инвазии ими разных популяций гаммарусов колеблется от 1.3 до 24.6 % (Зеликман, 1966). Подробного морфологического описания личинок Зеликман не приводит, но по размеру они соответствуют исследованным нами метацеркариям. Следует отметить, что так же, как и у последних, префаринкс метацеркарий *L. brachysoma* по Зеликман несколько короче пищевода.

Кроме личинок *L. brachysoma*, в литоральных гаммаридах Баренцева и Белого морей зарегистрированы метацеркарии *L. propinqua* Jagerskioeld, 1907 (Успенская, 1963; Зеликман, 1966; Кулачкова, Битюкова, 1980). Мариты этого вида в районе северных морей паразитируют у многих видов куликов и у обыкновенной гаги (Белопольская, 1952б, 1966). Морфология половозрелых особей гермафродитного поколения *L. propinqua* и *L. brachysoma* весьма сходная. Первая форма отличается более крупными размерами, которые, однако, в значительной степени перекрываются с приводимыми для марит *L. brachysoma* (см. Белопольская, 1952а, 1963; Deblock, 1971). У каменушки *Histrionicus histrionicus* (Lin.) Аляски найдена карликовая форма *L. propinqua*, размеры тела которой (630×255) даже меньше минимальных для *L. brachysoma* (Deblock, Rausch, 1972). Префаринкс у марит *L. propinqua* всегда короче пищевода, но, как было показано выше, подобное соотношение длин этих двух отделов передней кишки нередко встречается и у *L. brachysoma*. Важнейшим диагностическим признаком служит наличие в генитальной полости *L. propinqua* двух пар мужских карманов (вентральной и дорсальной), внутренние стенки которых склеротинизируются, образуя пластинки или шипики (Белопольская, 1952а; Deblock, 1971). Однако Деблок (Deblock, 1971) отмечает, что один мужской карман иногда отсутствует, не всегда выявляется вооружение внутренних стенок мужских карманов. Таким образом, генитальная полость *L. propinqua* может в некоторых случаях полностью соответствовать по своему строению аналогичной структуре у *L. brachysoma*: центральный синус с мужской папиллой, от которого берут начало объемистый женский карман и три мужских кармана с несклеротинизированными стенками, два из которых спарены спереди. Принимая во внимание отсутствие других контрастных таксономических признаков, следует признать, что разделение видов *L. propinqua* и *L. brachysoma* в настоящее время весьма затруднительно. Для внесения ясности в этот вопрос необходима расшифровка жизненного цикла *L. propinqua* и тщательное изучение морфологии и биологии личинок и половозрелых особей гермафродитного поколения этого сосальщика.

Литература

Белопольская М. М. Трематоды семейства Microphallidae Travassos, 1920. — В кн.: Трематоды животных и человека. Т. 4. М., Изд-во АН СССР, 1952а, с. 618—756.

Белопольская М. М. Паразитофауна морских водоплавающих птиц. — Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 1952б, № 141, вып. 28, с. 127—180.

Белопольская М. М. Паразитофауна куликов побережий Японского и Баренцева морей. — В кн.: Экологическая паразитология. Л., Изд-во ЛГУ, 1959, с. 22—57.
Белопольская М. М. Трематоды куликов Белого моря. — В кн.: Гельминты животных северных районов СССР. Тр. ГЕЛАН СССР, 1966, т. 17, с. 9—18.
Белопольская М. М. Семейство Microphallidae Travassos, 1920. — В кн.: Трематоды животных и человека. Т. 21. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 259—502.
Белопольская М. М. Семейство Microphallidae. — В кн.: Трематоды птиц причерноморских и прикаспийских районов. М., Наука, 1983, с. 122—129.
Зеликман Э. А. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива. — В кн.: Жизненные циклы паразитических червей северных морей. Л., Наука, 1966, с. 3—78.
Кулачкова В. Г., Битюкова С. В. Литоральные гаммарусы как источник заражения гельминтами рыб и птиц Белого моря. — В кн.: Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. (Тематич. сб.). Вильнюс, 1980, с. 57—59.
Успенская А. В. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963. 128 с.
Ankel F. Hydrobia ulvae und Hydrobia ventrosa als Wirte larvaler Trematoden. Eine Ökologische Untersuchung. — Vid. medd. Dansk. naturhistor. foren., Kopenhavn, 1962, Bd 124, S. 1—99.
Deblock S. Contribution à l'étude des Microphallidae Travassos, 1920. XXIV. Tentative de phylogénic et de taxonomie. — Bull. Mus. nat. hist. natur. Zool., 1971, N 7, p. 353—468.
Deblock S. Inventaire des trématodes larvaires parasites des mollusques Hydrobia (Prosobranches) des cotes de France. — Parasitologia, 1980, vol. 22, N 1—2, p. 1—105.
Deblock S., Pearson J. C. Contribution à l'étude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) XXII. De deux Levinseniella d'Australie dout un nouveau: Lev. (Monarrhenos) monodactyla. Essai de clé diagnostique des espéces du genre. — Ann. parasitol. hum. comp., 1970, t. 45, N 5, p. 773—791.
Deblock S., Raussh R. L. Contribution a l'étude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) XXVI. De quelques espéces d'Alaska. — Ann. parasitol. hum. comp., 1972, t. 47, N 5, p. 701—715.
Deblock S., Capron A., Biguet J. Contribution à la connaissance des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) des oiseaux de France. III. Description de Levinseniella tridigitata nov. sp. Étude critique du genre Levinseniella Stiles et Hassal, 1901. — Ann. parasitol. hum. comp., 1958, t. 33, p. 33—37.
Rebecq J. Recherches systematiques, biologiques et ecologiques sur les formes larvaires de quelques trématodes de Comarque. — Théses Doctorat Sc. Naturelles, Univ. Aix-Marseille, 1964. 233 p.
Reimer L. Zur Verbreitung der Adulti und Larvenstadien der Familie Microphallidae Viava, 1924 (Trematoda, Digenea) in der mittlern Ostsee. — Z. Parasitenk., 1963, Bd 23, S. 253—273.

Мурманский морской биологический институт

Поступила 16.01.1987

CERCARIA AND METACERCARIA LEVINSENIELLA BRACHYSOMA (TREMATODA, MICROPHALLIDAE) FROM THE INVERTEBRATES OF THE WHITE SEA

K. V. Galaktionov

SUMMARY

In molluscs *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777) of the White Sea large microphallid cercariae with shortened tail were found. Under experimental conditions they penetrate into littoral gammarids where reach the stage of infective metacercaria within 20—30 days. The structure peculiarities of the metacercariae have allowed to identify them as larvae of the species *Levinseniella brachysoma* (Creplin, 1837). Detailed morphological descriptions of investigated cercariae and metacercariae and their differential diagnosis with close-related formes are given.